

Biomasse végétale aérienne et productivité des landes des Monts d'Arrée (Bretagne; France)

B. CLÉMENT et J. TOUFFET ⁽¹⁾

RÉSUMÉ

L'évolution des biomasses aériennes totale et spécifiques en fonction de l'âge de la végétation, ainsi que l'accumulation de litière, sont comparées dans les deux principaux types de landes des Monts d'Arrée.

Le déterminisme et le rythme de la succession des types biologiques sont identiques dans les deux phytocénoses : après 3 ans, les hémicryptophytes sont dominées par les chamaephytes, puis vers 10 ans, les nanophanerophytes deviennent prépondérantes.

A 15 ans, la biomasse aérienne de la lande mésophile atteint 27 t. ha^{-1} et celle de la lande hygrophile 15 t. ha^{-1} , alors que l'accroissement annuel de la biomasse aérienne et l'accumulation annuelle de litière sont 2 fois plus importants en lande mésophile ($4,4 \text{ t. ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$) qu'en lande hygrophile ($2,1 \text{ t. ha}^{-1} \cdot \text{an}^{-1}$).

SUMMARY

The evolution of total and specific above-ground biomass in relationship to the age of the vegetation, as the litter accumulation, are compared in the two principal heath-types in Monts d'Arrée.

The cause of the rhythm of the succession of Raunkiaer's life-form classes are identical in the two phytocoenosis : after 3 years, the hemicryptophytes are dominated by the chamaephytes and then about 10 years, the nanophanerophytes become to play a leading part.

At 15 years, the above-ground biomass of the mesic heathland get to $27 \text{ t} \times \text{ha}^{-1}$ and the one of the wet heathland, $15 \text{ t} \times \text{ha}^{-1}$, and so forth the annual increment of the above ground vegetation and the annual litter accumulation are twice more important in mesic heathland ($4.4 \text{ t} \times \text{ha}^{-1} \times \text{year}^{-1}$) than in wet heathland ($2.1 \text{ t} \times \text{ha}^{-1} \times \text{year}^{-1}$).

INTRODUCTION

La région des Monts d'Arrée (Finistère Nord) est couverte essentiellement de landes qui sont actuellement de plus en plus abandonnées en raison de la disparition progressive des pratiques agricoles (pacage et fauchage périodique) ⁽²⁾.

⁽¹⁾ Groupe d'étude des landes armoricaines, Université de Rennes. Complexe scientifique, 35031 Rennes Cedex, France.

⁽²⁾ Actuellement, le pacage a totalement disparu. Le fauchage qui avait lieu tous les 4 à 6 ans pour fournir la litière des animaux domestiques est de moins en moins pratiqué; il contribuait à maintenir la physionomie de la lande.

Cette végétation, en apparence immuable depuis des siècles, présente actuellement des signes d'évolution vers des fourrés préforestiers puis peut-être vers la chênaie-hêtraie climacique; seules les landes établies sur des sols squelettiques autour des affleurements rocheux et sur les sommets semblent relativement stables.

Depuis 1969, l'ensemble de cette région constitue la majeure partie du Parc Naturel Régional d'Armorique. Le problème du devenir de ces landes se pose donc et diverses solutions sont envisagées : assurer leur conservation, effectuer des reboisements en essences résineuses, ou bien rétablir l'élevage extensif.

Avant de décider de tel ou tel aménagement ou mise en valeur, il est nécessaire, non seulement de définir et d'inventorier les unités de végétation, mais d'analyser également le fonctionnement général et le dynamisme naturel des divers types de landes.

C'est dans ce but et afin de compléter les études préliminaires réalisées dans le Massif Armoricain par GLOAGUEN et TOUFFET (1973 *a*), FORGEARD (1973), CLÉMENT (1974) et CEREZ (1975), que nous avons comparé l'évolution des biomasses et les potentiels de production dans les deux types de landes atlantiques les mieux représentés dans les Monts d'Arrée.

Des travaux analogues à ceux que nous avons envisagés ci-dessus sont d'ailleurs entrepris depuis une dizaine d'années en Grande-Bretagne par ROBERTSON et DAVIES (1965), BELLAMY et HOLLAND (1966), BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM (1969 et 1970), FORREST (1971), CHAPMAN *et al.* (1975 *a* et *b*).

PRÉSENTATION SOMMAIRE DES LANDES

1. LA LANDE MÉSOPHILE

Cette lande a son optimum de développement dans le district de Bretagne occidentale et couvre les plus grandes superficies des pentes faibles des crêtes et des plateaux de l'Arrée, constitués par des schistes et quartzites ou des grès; ces roches dures et imperméables donnent naissance à des sols ocres podzoliques peu profonds, marqués par des traces d'hydromorphie.

La végétation, souvent dense, est peu élevée (0,8 à 1 m dans les stades âgés). Elle correspond à une sous-association végétale proposée et décrite par GLOAGUEN et TOUFFET (1973 *b*) : l'*Ericetum ciliaris-Ulicetosum gallii*, caractérisée par *Erica ciliaris* L., *Anemone nemorosa* L. et *Cirsium filipendulum* Lange. *Molinia caerulea* (L.) Moench imprime une physionomie de prairie aux stades jeunes; localement, dans les stations plus xérophiles (bombements et croupes), *Agrostis setacea* Curt. est dominant.

Le cortège floristique est complété par des espèces compagnes : *Ulex gallii* Planchon, toujours abondant, *Potentilla erecta* (L.) Rausch., *Polygala serpyllifolia* Hose, *Solidago virgaurea* L. et *Dactylorchis maculata* (L.) Verm. ssp. *ericetorum* (Linton) Verm. *Ulex europaeus* L. et *Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn transgressent localement dans ce groupement.

2. LA LANDE HYGROPHILE

Cette lande a son extension maximale sur les vastes croupes et les bas de pente des massifs gréseux. Sur les sommets, elle est établie sur un ranker tourbeux dont la couche humifère est saturée en eau une bonne partie de l'année. Dans les bas de versant, le sol est plus profond et peut atteindre plus de 1 m d'épaisseur; la podzolisation et l'hydromorphie sont très importantes et seul l'horizon de surface est exploité par les racines. La lande est alors installée sur des sols à pseudogley, ou lorsque les Sphaignes sont présentes, sur des sols tourbeux à gley.

La végétation, peu élevée (30 à 40 cm), se rattache en partie à l'*Ericetum tetralicis* Jonas (1935) p. p. GLOAGUEN et TOUFFET (1973 b). Cette phytocénose présente plusieurs faciès : un faciès herbacé où la physionomie est marquée par les touffes denses et dressées de *Scirpus caespitosus* L. ssp. *germanicus* (Palla) Brodd. et l'abondance de *Molinia caerulea*; un faciès plus ligneux où les Éricacées (*Erica tetralix* L., *E. ciliaris* L. et *Calluna vulgaris* (L.) Hull) se groupent en îlots denses et surélevés par rapport aux cuvettes occupées alors par une flore cryptogamique variée (Lichens : *Cladonia* du groupe *impepa*, Sphaignes : *Sphagnum* pl. sp. ainsi que des Hépatiques).

Les espèces compagnes les plus représentées sont *Potentilla erecta*, *Scorzonera humilis* L., *Carum verticillatum* (L.) Koch. *Ulex gallii* se maintient mais son importance physionomique est très réduite.

MÉTHODE D'ÉTUDE

L'évaluation de la biomasse végétale aérienne et de la litière a été effectuée au début des périodes de repos hivernal (1974 et 1975) en récoltant l'ensemble de la végétation et de la litière accumulée sur le sol.

Une étude préliminaire a montré que le nombre et la dimension des prélèvements dépendaient étroitement de la structure de la végétation (CLÉMENT, 1974); c'est ainsi que nous avons pu déterminer que 10 placettes de 0,25 m² (0,5 × 0,5 m) suffisaient pour estimer les biomasses des landes jeunes (âge inférieur à 8 ans) ⁽³⁾ et qu'il fallait augmenter la surface des échantillons (1 m² : 1 × 1 m) pour les landes plus âgées car elles présentent une structure horizontale hétérogène en relation avec le développement d'*Ulex gallii* ou de *Calluna vulgaris*.

Afin d'apprécier l'importance relative de chaque espèce, les prélèvements sont triés puis pesés après séchage à l'étude à 65°C ⁽⁴⁾ jusqu'à poids constant. En raison de l'importance du travail, un nombre plus restreint d'échantillons pris au hasard (5 pour les landes hygrophiles et 3 pour les landes mésophiles) est trié; les débris constitués par les rameaux morts et les feuilles qui tombent, sont assimilés à la masse de litière récoltée.

La détermination rapide de l'âge de la végétation est faite sur le terrain par le dénombrement des accroissements sympodiaux de la Bruyère ciliée (*Erica ciliaris*); la vérification est faite au microscope en comptant les anneaux de croissance sur des coupes minces effectuées à la base des tiges de la Callune (*Calluna vulgaris*) et des Bruyères.

⁽³⁾ L'âge de la végétation des landes est déterminé par rapport à la date de la dernière fauche qui représente le point zéro.

⁽⁴⁾ L'humidité résiduelle à 65°C par rapport au poids sec à 105°C est comprise entre 2,5 et 3,0 %.

RÉSULTATS

Les résultats obtenus sont reportés dans les tableaux I et II.

L'examen de ces tableaux et notamment la comparaison des erreurs standard exprimées en pourcentage de la moyenne montre que les biomasses spécifiques sont relativement dispersées (1 à 100) dans les deux types de landes alors que les variations concernant les biomasses aériennes totales et les litières (3 à 20) sont réduites.

Les courbes (*fig. 1, 2 et 3*) sont tracées, sans relier tous les points de façon à faire apparaître l'évolution générale des biomasses et de l'accumulation de litière. Leur pente rend compte de la vitesse de production de la biomasse végétale aérienne totale ou spécifique et correspond donc à la productivité primaire nette apparente (augmentation annuelle de la biomasse végétale aérienne). Ces courbes permettent aussi de déceler les résultats aberrants; par exemple pour la lande mésophile de 8 ans (*fig. 2*) où la faible biomasse de la Bruyère ciliée est compensée par l'importance des Graminées en relation sans doute avec des conditions stationnelles particulières qui ont limité l'extension d'*Erica ciliaris* et assuré à la Molinie (*Molinia caerulea*) un développement optimal prolongé.

A. ÉVOLUTION DES BIOMASSES ET DE L'ACCUMULATION DE LITIÈRE DANS LA LANDE MÉSOPHILE

1. ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE

L'examen de la courbe A (*fig. 1*) montre que la biomasse augmente progressivement jusqu'à 3 ans et atteint 9 à 10 t.ha⁻¹. Pendant la période de 4 à 7 ans, les variations deviennent de plus en plus faibles, de l'ordre de 2 t.ha⁻¹ en 3 années. Au-delà de cet âge, la croissance s'accélère à nouveau et la masse végétale atteint alors 27 t.ha⁻¹ à 15 ans.

Ces valeurs sont toujours supérieures à celles des landes à Callune d'Angleterre et d'Écosse (3,8 t.ha⁻¹ à 5,2 t.ha⁻¹ à 3 ans : CHAPMAN *et al.*, 1975; ROBERTSON et DAVIES, 1965), alors qu'elles sont nettement inférieures à certaines landes armoricaines à Ajoncs dominants (43 à 50 t.ha⁻¹ de 12 à 15 ans) (GLOAGUEN et TOUFFET, 1973 a; FORGEARD, 1973); il faut cependant souligner que ces dernières sont installées sur des sols plus riches et s'apparentent souvent à des fourrés de l'*Uliceto-Prunetum spinosae* (GEHU et DELELIS, 1972).

2. ÉVOLUTION DE L'ACCUMULATION DES LITIÈRES

Au cours des 3 ou 4 premières années, les valeurs mentionnées (tableau I) correspondent pour l'essentiel aux résidus du tri.

TABLEAU I

Biomasses aériennes et accumulations de litière dans les landes mésophiles (en kg. ha⁻¹) (1)

Age et localités	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Ulex gallii</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Agrostis setacea</i>	Bryophytes	Biomasse aérienne	Litière et débris
1 an Menez Meur	1616 226,7 14	382 114,0 30	846 122,4 15	48 7,4 15	33 4,8 14	3166 ± 486,2 215,2 7	384 ± 82,3 36,4 10
2 ans Menez Meur	1254 66,9 6	2026 31,7 2	2380 47,4 20	335 146,1 44	51 10,6 21	5908 ± 516,7 228,6 4	1158 ± 190,7 84,4 8
3 ans Menez Meur	5073 1115,3 22	2234 834,6 37	2796 309,7 11	158 20,5 13		10849 ± 1821,6 806,1 8	1239 ± 283,4 125,4 10
4 ans Menez Meur	4314 952,2 22	2176 328,5 15	3033 236,0 8	203 7,2 4	103 7,7 8	11329 ± 2216,5 980,0 9	2026 ± 442,9 181,0 9
5 ans Menez Meur	5926 832,2 14	2985 724,1 24	2108 58,4 3	1096 4,0 1		12116 ± 825,1 296,8 3	2231 ± 529,4 190,4 5
6 ans Menez Meur	5807 1702,5 30	3246 1110,2 34	2439 453,2 19	173 38,4 22		12500 ± 1239,2 547,8 5	1988 ± 315,4 139,6 7
8 ans Menez Meur	3501 510,2 15	4915 166,4 4	3971 386,9 10			14584 ± 1892,1 837,2 6	4238 ± 554,8 245,5 6
10 ans Menez Meur	7640 932,1 13	8182 531,9 6	1578 191,9 12			18042 ± 2874,9 1118,7 7	6842 ± 1090,2 424,2 7
12 ans Menez Meur	7966 812,6 10	11869 641,0 6	384 123,1 32			20247 ± 3434,4 1336,4 7	14741 ± 3487,3 1356,2 9
15 ans Menez Meur	8304 946,7 12	16567 994,1 6	14 7,0 48			27500 ± 5724,8 2227,6 8	19102 ± 4074,7 1585,5 9

(1) Dans chaque case, la ligne supérieure correspond à la moyenne et à son intervalle de confiance au seuil de probabilité de 95 %; la ligne inférieure à l'erreur standard de la moyenne, en valeur absolue à gauche, en pourcentage de la moyenne à droite.

TABLEAU II

Biomasses aériennes et accumulations de litière dans les landes hygrophiles (en kg.ha⁻¹) (1)

Age et Localités	<i>Erica tetralix</i>	<i>Erica ciliaris</i>	<i>Calluna vulgaris</i>	<i>Ulex gallii</i>	<i>Molinia caerulea</i>	<i>Scirpus caespitosus</i>	Cryptogames	Biomasse aérienne	Litière et débris
1 an Tuchenn Gador	89 ± 114,8 44,7 50	222 ± 184,4 71,8 32	22 ± 56,8 22,2 100		431 ± 21,8 8,5 2	197 ± 65,0 25,3 13	64 ± 9,8 (a) 3,8 6	1022 ± 186,8 72,7 7	218 ± 51,7 20,2 9
2 ans Menez keryéven	299 ± 44,2 15,9 6	362 ± 129,7 46,6 12	144 ± 194,1 69,8 48		518 ± 303,9 109,4 21	386 ± 435,4 120,6 31	479 ± 407,8 (b) 146,7 31	2189 ± 669,8 241,0 11	623 ± 337,7 121,5 20
3 ans Tuchenn Gador	731 ± 252,6 90,9 13	377 ± 268,6 96,6 25		44 ± 89,3 39,2 89	1929 ± 375,9 135,2 7	154 ± 103,9 37,4 24	70 ± 42,9 (b) 15,5 22	3306 ± 650,0 233,8 7	396 ± 101,3 36,4 9
5 ans Tuchenn Gador	437 ± 131,7 58,2 13	469 ± 187,4 82,8 17	35 ± 28,0 12,4 35	119 ± 115,2 51,0 43	1575 ± 283,9 125,5 8	172 ± 31,8 14,1 9	1344 ± 372,1 (a) 164,6 13	4169 ± 357,9 158,4 4	672 ± 186,0 82,3 12
7 ans Roc'h Cléguer	2171 ± 919,7 330,8 15		1556 ± 1014,6 365,0 24		1163 ± 460,9 165,8 15	279 ± 113,2 40,7 15	18 ± 51,2 (b) 18,4 100	5188 ± 882,7 317,5 6	2226 ± 274,2 98,7 5
9 ans Venec	4018 ± 998,2 359,1 9		1433 ± 1225,9 441,1 31	622 ± 244,9 88,1 14	1125 ± 472,4 169,9 48	125 ± 164,5 59,2 48	621 ± 442,2 (c) 159,1 25,6	7946 ± 1760,7 645,1 8	3468 ± 834,3 300,1 9
12 ans Venec	2565 ± 953,8 343,1 14		2982 ± 1788,1 643,2 22		1007 ± 132,4 47,6 5	334 ± 259,7 93,4 28	3173 ± 1268,9 (b) 456,5 15 (c)	10062 ± 2137,1 768,7 8	6868 ± 1433,8 523,0 8
17 ans Roc'h ar Cragou	859 ± 135,1 48,6 6	1246 ± 1172,0 421,6 34	7005 ± 4915,3 1768,2 25	971 ± 1520,6 547,1 57	3889 ± 2638,7 949,2 25		456 ± 652,8 (c) 234,8 52	14428 ± 3492,3 1256,3 9	9778 ± 2933,5 1173,4 12

(a) Sphaignes; (b) Lichens; (c) Muscinées.

(1) Dans chaque case, la ligne supérieure correspond à la moyenne et à son intervalle de confiance au seuil de probabilité de 95 %; la ligne inférieure à l'erreur standard de la moyenne, en valeur absolue à gauche, en pourcentage de la moyenne à droite.

Jusqu'à 8 ans, l'augmentation des débris et des litières accumulées au sol suit une progression lente (courbe B, *fig. 1*). La valeur quintuple entre la 8^e (4 t.ha⁻¹) et la 15^e année (20 t.ha⁻¹) et représente alors à cet âge plus des 2/3 de la biomasse aérienne.

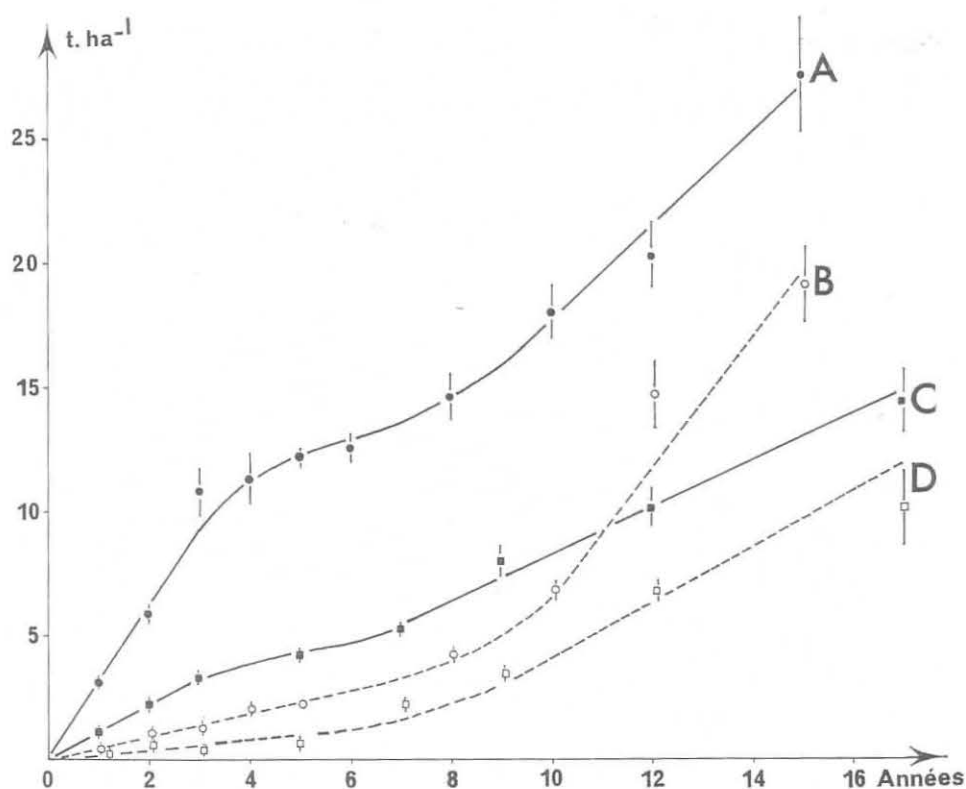


FIG. 1. — Évolution comparée des biomasses (1) aériennes et des accumulations de litière des landes mésophile et hygrophile.

(1) La longueur des traits de part et d'autre des figurés (moyenne) est proportionnelle à l'erreur standard de la moyenne.

A—●— biomasse aérienne de la lande mésophile; B—○— accumulation de litière de la lande mésophile; C—■— biomasse aérienne de la lande hygrophile; D—□— accumulation de litière de la lande hygrophile.

L'allure des courbes laisse supposer que l'accumulation de litière tend à rejoindre la phytomasse aérienne vivante.

Ces données sont du même ordre de grandeur que celles citées dans les landes à Callune d'Écosse et du nord-est de l'Angleterre (3,4 à 4,4 t.ha⁻¹ à 8 ans) par ROBERTSON et DAVIES (1965) ou celles citées dans les landes du sud de l'Angleterre (10 t.ha⁻¹ à 15 ans) par CHAPMAN *et al.* (1975).

3. ÉVOLUTION DES BIOMASSES SPÉCIFIQUES

(a) L'allure de la courbe d'évolution des biomasses des Graminées (courbe *a*, fig. 2) ⁽⁵⁾ montre que le maximum (3,2 t. ha⁻¹) est atteint après la 3^e année

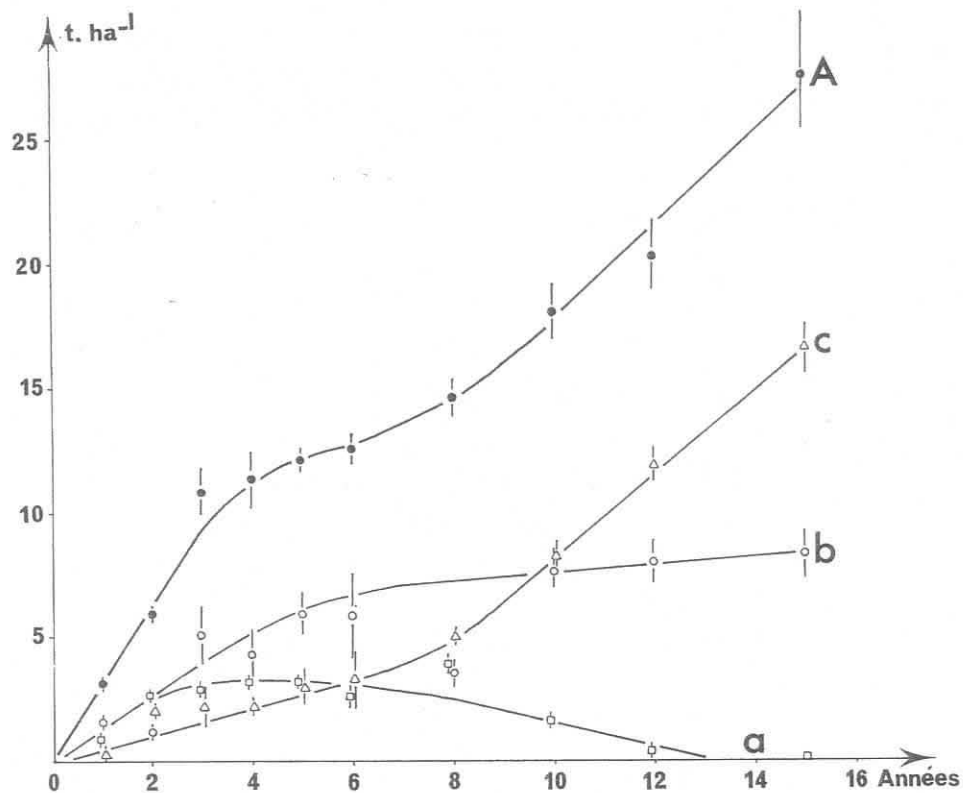


FIG. 2. — Évolution des biomasses aériennes totale et spécifiques dans la lande mésophile.

a—□— *Molinia caerulea* et *Agrostis setacea*; *b*—○— *Erica ciliaris*; *c*—△— *Ulex gallii*; A—●— biomasse aérienne.

et se maintient jusqu'à la 6^e année; puis la biomasse diminue progressivement et tend vers zéro vers la 13^e année du cycle.

La productivité nette apparente des Graminées, correspondant à la pente de la courbe *a*, est maximale au cours des 2 premières années qui suivent la fauche et décroît rapidement ensuite.

⁽⁵⁾ Nous avons réuni les biomasses de *Molinia caerulea* et *Agrostis setacea* car la prépondérance de l'une ou de l'autre de ces Graminées est liée à de faibles variations des conditions stationnelles concernant, en particulier l'humidité du sol.

(b) La biomasse de la Bruyère ciliée (courbe *b*, fig. 2) croît très nettement d'année en année jusqu'à 5 ou 6 ans (6 t. ha^{-1}) puis elle se stabilise ensuite (8 t. ha^{-1} à 15 ans).

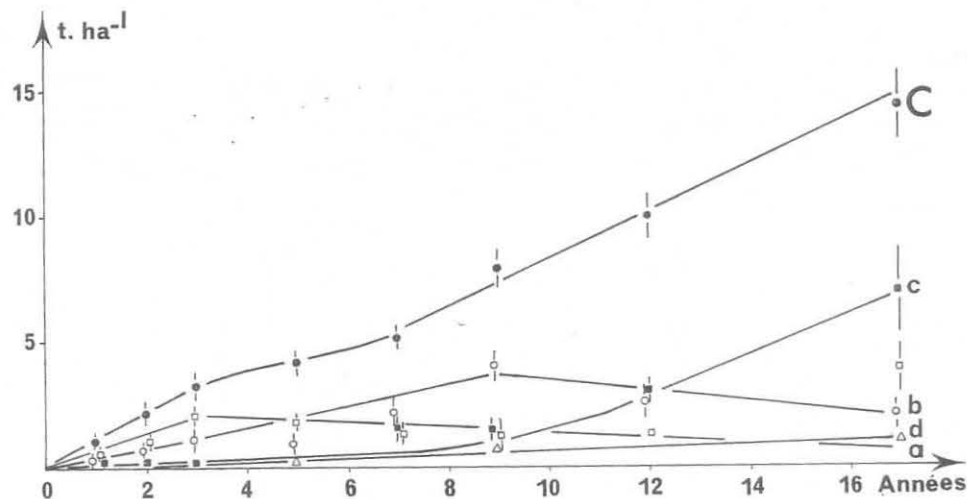


FIG. 3. — Évolution des biomasses aériennes totale et spécifiques dans la lande hygrophile.

a—□— *Molinia caerulea* et *Scirpus caespitosus*; b—○— *Erica tetralix* et *E. ciliaris*;
c—■— *Calluna vulgaris*; d—△— *Ulex gallii*; C—●— biomasse aérienne.

Ce phénomène est lié au développement et à la structure de cette espèce dans la lande mésophile. En effet, comme nous l'avons schématisé sur la figure 4, l'acroissement ligneux au cours des premières années du développement et surtout la multiplicité des croissances sympodiales tendent à augmenter rapidement le poids de chaque individu et à occuper l'espace maximal disponible. Lorsque cet espace est saturé la chute des rameaux morts compense l'apparition des jeunes pousses, c'est-à-dire que la productivité nette apparente est nulle.

(c) L'évolution de la biomasse (courbe *c*, fig. 2) de l'Ajonc de Le Gall (*Ulex gallii*) présente des phases très différentes de celles des Graminées et de la Bruyère ciliée. Jusqu'à 7 ans la biomasse augmente lentement et atteint à peine 4 t. ha^{-1} , puis au cours d'une période d'égale durée sa valeur est multipliée par 4 et approche de 17 t. ha^{-1} .

La productivité nette apparente est donc très faible au cours des premières années, puis elle devient maximale de la 8^e à la 15^e année. Cela correspond à l'acroissement des parties ligneuses de l'Ajonc qui s'accélère vers la 7^e année tandis que se forment de nombreuses ramifications; ces deux processus tendent à augmenter rapidement la biomasse.

(d) Les Bryophytes, essentiellement *Leucobryum glaucum* (Hedw.) Schimp., participent peu à la biomasse de la lande (tableau I) et seulement au cours des premières années, leur disparition étant provoquée par le manque de lumière au sol.

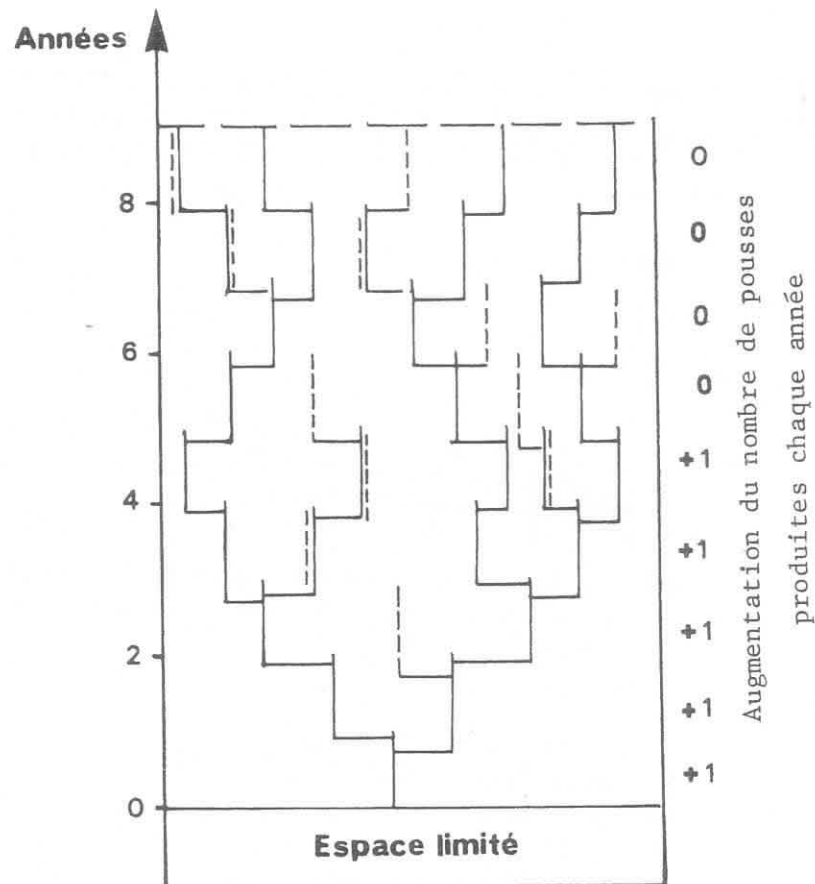


FIG. 4. — Schéma représentant le développement (1) d'un individu d'*Erica ciliaris* dans la lande mésophile.

(1) —, rameau vivant; - - -, rameau mort au cours du premier hiver; - - -, rameau se desséchant par suite de la mort du rameau supérieur.

En résumé, les Graminées constituent l'essentiel de la biomasse ⁽⁶⁾ au cours des premières années qui suivent la fauche ou l'incendie et impriment à la lande

⁽⁶⁾ Il faut souligner que la biomasse ne rend pas bien compte de l'importance phytionomique des Graminées car leur masse volumique apparente (poids par unité de volume au champ) est beaucoup plus faible que celle des espèces ligneuses; de plus, les prélèvements sont effectués au début de la période hivernale alors que les Graminées ont perdu du poids, ce qui minimise encore leur importance.

un^e physionomie de prairie. Puis l'augmentation constante de la biomasse de la Bruyère ciliée et la perennité de ses tiges et rameaux pendant l'hiver lui permettent de prendre l'avantage sur les hémicryptophytes bien que celles-ci résistent à cette concurrence pendant 2 à 3 années.

Vers la 8^e année, l'Ajonc de Le Gall devient prédominant; sa biomasse croît alors rapidement ainsi que sa hauteur moyenne, contribuant à modifier la structure de la lande mésophile. En effet dans les stades jeunes la lande est monostratifiée (en négligeant les Mousses), puis le développement de l'Ajonc provoque une bistratification : les hémicryptophytes et les chamaephytes constituant la strate basse, les nanophanérophytes (⁷) la strate supérieure qui tend à se fermer progressivement au cours du vieillissement.

B. ÉVOLUTION DES BIOMASSES ET DE L'ACCUMULATION DE LITIÈRE DANS LA LANDE HYGROPHILE

1. ÉVOLUTION DE LA BIOMASSE AÉRIENNE

L'examen de la courbe C (fig. 1) permet de distinguer 3 phases successives. Jusqu'à 3 ans, la biomasse augmente régulièrement et atteint environ $3,5 \text{ t.ha}^{-1}$, puis cette valeur se stabilise pendant 4 années (5 t.ha^{-1} à 7 ans) et croît à nouveau pour atteindre 15 t.ha^{-1} à 17 ans.

Les valeurs qui concernent ce type de lande sont très inférieures à celles de la lande mésophile et à celles des landes britanniques citées précédemment; par contre elles sont du même ordre de grandeur que les biomasses de certaines formations à nanophanérophytes et à chamaephytes du sud de l'Australie, établies sur des podzols périodiquement gorgés d'eau ou sur sable profond (GROVES et SPECHT, 1965).

2. ÉVOLUTION DE L'ACCUMULATION DES LITIÈRES

Jusqu'à la 6^e année, l'accumulation de litière au sol est peu importante (environ 1 t.ha^{-1}) soit 1/5 de la biomasse aérienne (courbe D, fig. 1). Au cours des années ultérieures, cette accumulation se poursuit à un rythme accéléré et le rapport litière sur biomasse devient supérieur à 3/5 à 17 ans.

Ce processus est donc le même qu'en lande mésophile et peut être généralisé à l'ensemble des landes à Éricacées car leurs litières se décomposent très lentement et leur accumulation dépend étroitement de la production végétale.

3. ÉVOLUTION DES BIOMASSES SPÉCIFIQUES

(a) Les espèces herbacées (*Molinia caerulea* et *Scirpus caespitosus*) ont leur développement optimal jusqu'à 3 ans (2 t.ha^{-1}) (courbe a, fig. 3). C'est la Molinie

(⁷) Nous avons considéré que la Callune et l'Ajonc de Le Gall appartiennent au type nanophanérophytique compte tenu de leur structure dans les landes âgées alors que les Bruyères (genre *Erica* exclusivement) sont des chamaephytes.

qui assure l'essentiel de la biomasse des hémicryptophytes alors que celle du Scirpe est faible et varie peu; en effet, la vigueur de ses touffes reste la même quel que soit l'âge de la végétation et assure son maintien dans les landes âgées (tableau II).

(b) Nous avons regroupé les variations globales de biomasse des deux Bruyères (*Erica tetralix* et *E. ciliaris*) car la plus ou moins grande abondance de l'une ou de l'autre espèce (tableau II) est en relation avec le taux d'humidité du sol qui est souvent, dans ce type de lande, un facteur microstationnel.

La biomasse de ces Bruyères (courbe *b*, fig. 3) atteint sa valeur maximale la 9^e année (3,7 t.ha⁻¹). La productivité nette apparente est constante jusqu'à cet âge puis elle décroît rapidement de même que la biomasse qui devient inférieure à 2 t.ha⁻¹ à 17 ans.

(c) Comme pour les Bruyères (*Erica* seulement), la productivité nette apparente de la Callune (courbe *c*, fig. 3) est constante jusqu'à la 9^e année. A cet âge, la biomasse est encore très faible et inférieure à 1 t.ha⁻¹, puis pendant une seconde période, la Callune entre dans une phase de croissance accélérée et sa biomasse augmente de près de 1 t.ha⁻¹ par an pour atteindre 7 t.ha⁻¹ à 17 ans.

Nous retrouvons là une évolution comparable à celle de l'Ajonc de Le Gall dans la lande mésophile; en effet, l'accroissement ligneux important et la multiplication du nombre de ramifications au cours du vieillissement de la Callune entraînent une forte augmentation de poids en même temps qu'ils assurent à cette espèce sa prépondérance dans les landes hygrophiles âgées.

(d) L'Ajonc de Le Gall ne participe qu'épisodiquement à la biomasse de la lande hygrophile (tableau II). La courbe d'évolution de sa biomasse (courbe *d*, fig. 3) est une droite à pente faible ce qui démontre que cette espèce a une croissance régulière mais très lente. Dans les landes âgées, sa biomasse (1 t.ha⁻¹ à 17 ans) n'est cependant pas négligeable car elle est le double de celle des herbacées.

(e) Les cryptogames non vasculaires sont souvent abondantes mais les espèces varient avec les stations et l'âge de la lande.

En effet l'examen du tableau II montre que dans les stades jeunes, les Sphaignes (*Sphagnum compactum* D. C. et *S. tenellum* Lindb.) colonisent la surface du sol dénudé et parfois les Lichens (*Cladonia impexa* Harm. et *C. uncialis* (L.) Web.) les côtoient ou les remplacent. Lorsque la lande est plus âgée, les Sphaignes disparaissent au profit des Hypnacées comme *Hypnum cupressiforme* Hedw. var. *ericetorum* Schimp., *Pleurozium schreberi* (Willd.) Mitt., *Pseudoscleropodium purum* (Hedw.) Fleisch. et de quelques Dicranacées (*Dicranum scoparium* Hedw. et *D. bonjeani* de Not.).

Bien que les espèces ne soient pas les mêmes, nous retrouvons là un phénomène général analogue à celui décrit par COPPINS et SHIMWELL (1971) dans les landes sèches à Callune du Yorkshire en Angleterre.

En résumé, l'augmentation de la biomasse de la lande hygrophile au cours des 3 premières années est due au développement optimal des hémicryptophytes.

La compétition avec les chamaephytes se manifeste vers la 4^e année mais son action est moins perceptible que dans le cas de la lande mésophile, ce qui semble en relation avec la croissance plus lente des Bruyères (*Erica tetralix* et *E. ciliaris*).

Vers 9-10 ans, le développement important de la Callune semble s'effectuer au détriment des autres Éricacées. Le même phénomène est observé dans les landes à Callune du Dorset en Angleterre (CHAPMAN *et al.*, 1975).

C. DISCUSSION

L'examen des courbes concernant l'évolution des biomasses aériennes totales (fig. 1, A et C) fait nettement apparaître 3 phases successives dans l'évolution du tapis végétal :

Phase A ou phase de néoformation

Elle correspond à une courte période qui suit la fauche; la productivité nette apparente est maximale alors que la production et l'accumulation de litière sont négligeables.

Phase B ou phase de ralentissement

La biomasse aérienne varie peu; la productivité nette apparente est minimale ainsi que l'accumulation de litière au sol. C'est d'ailleurs empiriquement au début de cette période où la productivité nette apparente est minimale et la biomasse relativement importante que les agriculteurs fauchent la lande; ainsi, la croissance reprend au point zéro et de ce fait la production du matériel végétal est à nouveau élevée.

Phase C ou phase de restructuration

La productivité nette apparente de la communauté augmente rapidement, mais reste intermédiaire entre celles des phases A et B. L'accumulation de litière au sol est maximale ainsi que la quantité de matière organique produite annuellement (matière vivante + litière), qui atteint une valeur se rapprochant de la productivité primaire nette vraie ⁽¹⁾.

La comparaison des graphes A et C (fig. 1) montre que les deux landes fonctionnent sur le même modèle; cependant, la durée de la phase de ralentissement est légèrement réduite (d'environ 1 an) en lande hygrophile.

⁽¹⁾ La productivité primaire nette vraie est égale à la somme : productivité nette apparente + production de litière + consommation par les hétérotrophes. Dans ces écosystèmes, la consommation est très faible.

Par contre, il existe des différences très significatives au niveau des valeurs pondérales. En effet, au cours de la phase de néoformation, la production aérienne nette apparente, qui correspond à la pente de la courbe, est trois fois plus élevée en lande mésophile ($3,1 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) qu'en lande hygrophile ($1,1 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) et au cours de la phase de restructuration la productivité primaire nette vraie en lande mésophile ($4,4 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$) est le double de celle de la lande hygrophile ($2,1 \text{ t.ha}^{-1}.\text{an}^{-1}$).

Pour préciser le fonctionnement des landes, il est nécessaire d'examiner l'évolution des principales espèces végétales en relation avec l'âge de la communauté. En tenant compte des valeurs des biomasses aériennes et des productivités nettes apparentes (fig. 2 et 3), nous retrouvons pour la plupart des espèces les différents stades ou phases de développement décrits pour la Callune en Grande-Bretagne par BARCLAY-ESTRUP et GIMINGHAM, 1969 :

Phase I ou phase pionnière

La biomasse aérienne de l'espèce est faible et sa productivité nette apparente peu élevée. La population a une influence minimale sur le reste de la communauté.

Phase II ou phase ascendante

La biomasse tend à devenir maximale, la productivité est maximale. La population domine les autres espèces de la communauté.

Phase III ou phase de maturité

La biomasse est maximale et la productivité devient très faible. La vigueur de la population est en baisse.

Phase IV ou phase de dégénérescence

La biomasse diminue mais peut encore être élevée; la productivité nette apparente est nulle. La sénescence de l'espèce est favorable à l'installation et à la dominance d'autres espèces.

L'examen des figures 2 et 3 permet de comparer la succession des phases de développement des diverses espèces, suivant l'âge de la communauté, dans les deux types de landes.

Dans les deux phytocénoses, les herbacées (hémicryptophytes) évoluent le plus rapidement; elles ont atteint leur stade de productivité maximale (phase II) dès la fin de la première année.

En lande mésophile la Bruyère ciliée a un rythme de développement (stade III atteint à 6 ans) plus rapide que les Bruyères à 4 angles et ciliée en lande hygrophile (stade III atteint à 9 ans). Elle se maintient dans sa phase de maturité jusqu'à 15 ans alors que la phase de dégénérescence des Bruyères apparaît dans la lande hygrophile vers 12 ans.

Les nanophanérophytes (Ajonc de Le Gall et Callune), bien qu'elles appartiennent à deux familles très différentes, ont un comportement analogue et leur évolution est très lente (à 15 ans, ni l'Ajonc de Le Gall en lande mésophile, ni la Callune en lande hygrophile, n'ont atteint leur phase de maturité); néanmoins c'est à ce stade de développement que ces deux espèces contribuent à accroître la productivité primaire nette apparente et à modifier la structure verticale de la lande.

Cette succession des types biologiques est analogue à celle observée dans les formations chamaephytiques ⁽⁹⁾ du sud de l'Australie; en effet, les hémicryptophytes et les chamaephytes entrent en compétition 4 ou 5 ans après l'incendie et les nanophanérophytes n'ont pas encore atteint leur optimum de développement à 15 ans (GROVES et SPECHT, 1965; JONES *et al.*, 1969). Par contre, ce mode d'évolution de la végétation ne s'observe pas dans les autres landes atlantiques étudiées jusqu'alors, où les chamaephytes et les nanophanérophytes constituent très tôt l'essentiel de la biomasse végétale.

CONCLUSION

Dans les deux types de landes étudiées, le fonctionnement général et les vitesses d'évolution sont identiques ainsi que la nature et la durée des phases de croissance. En effet, dans les deux cas, la prépondérance d'un type biologique et son remplacement par un autre sont soumis au même déterminisme et nous retrouvons, au même rythme, la succession de 3 types biologiques prédominants : les hémicryptophytes sont progressivement remplacées par les chamaephytes qui sont à leur tour concurrencées par les nanophanérophytes.

Le dynamisme des deux phytocénoses est donc semblable au cours des 15 premières années qui suivent la fauche mais les biomasses et la productivité primaire nette deviennent 2 fois plus importantes dans la lande mésophile que dans la lande hygrophile lorsqu'apparaît une certaine stabilité.

Bien que nous n'ayons pas rencontré de landes plus âgées dans les Monts d'Arrée, nous pouvons penser que l'implantation d'espèces arbustives telles que le Chêne pédonculé (*Quercus pedunculata* Ehrh.) en lande mésophile, ou la Bourdaine (*Rhamnus frangula* L.), le Saule (*Salix atrocinerea* Brot.) et le Bouleau pubescent (*Betula pubescens* Ehrh.) en lande hygrophile est rendue difficile à cause de la densité de la végétation et de la grande quantité de litière qui empêchent la germination des graines et gênent le développement des plantules.

⁽⁹⁾ Les auteurs australiens utilisent le terme « heath » pour désigner les formations végétales qu'ils ont étudiées; cependant leur composition floristique diffère totalement de celle des landes d'Europe occidentale.

BIBLIOGRAPHIE

- BARCLAY-ESTRUP P., 1970. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. II. Changes in biomass and shoot production during the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **58**, 243-249.
- BARCLAY-ESTRUP P. et GIMMINGHAM C. H., 1969. — The description and interpretation of cyclical processes in a heath community. I. Vegetational change in relation to the *Calluna* cycle. *J. Ecol.*, **57**, 737-758.
- BELLAMY D. J. et HOLLAND P. J., 1966. — Determination of the net annual aerial production of *Calluna vulgaris* (L.) Hull. in Northern England. *Oikos*, **17**, 272-275.
- CÉREZ G., 1975. — Étude sur la biomasse, la productivité et la phénologie de la floraison des landes mésophiles en Bretagne. D.E.A., Université de Rennes, 125 p.
- CHAPMAN S. B., HIBBLE J. et RAFAREL C. R., 1975 a. — Net aerial production by *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 233-258.
- CHAPMAN S. B., HIBBLE J. et RAFAREL C. R., 1975 b. — Litter accumulation under *Calluna vulgaris* on lowland heath in Britain. *J. Ecol.*, **63**, 259-271.
- CLÉMENT B., 1974. — La végétation des landes des Monts d'Arrée. D.E.A., Université de Rennes, 152 p.
- CLÉMENT B., GLOAGUEN J. C. et TOUFFET J., 1974 a. — Étude orientée de la végétation des landes des Monts d'Arrée le long de quelques transects. *Documents G.E.L.A.*, Rennes, 33 p.
- CLÉMENT B., GLOAGUEN J. C. et TOUFFET J., 1974 b. — Aperçu synthétique sur les principaux groupements végétaux des Monts d'Arrée. *Documents G.E.L.A.*, Rennes, 10 p.
- COPPINS B. J. et SHIMWELL D. W., 1971. — Cryptogam complement and biomass in dry *Calluna* heath of different ages. *Oikos*, **22**, 204-209.
- FORGEARD F., 1973. — La végétation des landes de Paimpont. D.E.A., Université de Rennes, 127 p.
- FORREST G. I., 1971. — Structure and production of North Pennine blanket bog végétation. *J. Ecol.*, **59**, 453-479.
- GIMMINGHAM C. H., 1972. — *Ecology of Heathlands*. Chapman and Hall, London, 266 p.
- GLOAGUEN J. C. et TOUFFET J., 1973 a. — La biomasse végétale aérienne et la répartition des éléments biogènes essentiels dans quelques types de landes littorales armoricaines. *C.R. Acad. Sc.*, série D, **277**, 505-508.
- GLOAGUEN J. C. et TOUFFET J., 1973 b. — La végétation des landes des Monts d'Arrée. *C.R. Colloque international sur la végétation des landes d'Europe occidentale*, Lille, 211-220, 7 tab. h. t.
- GROVES R. H., 1965. — Growth of heath vegetation. II. The seasonal growth of a heath on ground-water podzol at Wilson's Promontary, Victoria. *Aust. J. Bot.*, **13**, 281-289.
- GROVES R. H. et SPECHT R. L., 1965. — Growth of heath vegetation. I. Annual growth curves of two heath ecosystems in Australia. *Aust. J. Bot.*, **13**, 261-280.
- JONES R., 1968. — Estimating productivity and apparent photosynthesis from differences in consecutive measurements of total living plant parts of an Australian heathland. *Aust. J. Bot.*, **16**, 589-602.
- JONES R. et SPECHT R. L., 1967. — Productivity studies on heath vegetation in Southern Australia. A comment on sampling problems. *Folia Geobot. Phytotax.*, **2**, 337-346.
- JONES R., GROVES R. H. et SPECHT R. L., 1969. — Growth of heath vegetation. III. Growth curves for heaths in Southern Australia. A reassessment. *Aust. J. Bot.*, **17**, 309-314.
- ROBERTSON R. A. et DAVIES G. E., 1965. — Quantities of plant nutrients in heather ecosystems. *J. Appl. Ecol.*, **2**, 211-219.